

Dynamique de la végétation des mares de dolines aux Petites Antilles

J. JÉRÉMIE & A. RAYNAL-ROQUES

Résumé : Dans les régions karstiques des Petites Antilles, les cuvettes de dissolution des calcaires sous-jacents peuvent être occupées par des mares, temporaires ou permanentes, qui évoluent vers un comblement ; corrélativement, la végétation aquatique se modifie. Différents aspects de la végétation, correspondant aux phases successives de l'évolution de la doline, sont décrits. L'activité humaine perturbe le rythme de cette évolution, parfois en retardant, mais le plus souvent en accélérant le comblement des mares ; aux Petites Antilles, l'existence de la flore des mares de dolines est donc menacée, au même titre que ses biotopes.

Summary : In karst-like areas of the Lesser Antilles, minor round depressions (sink-holes), resulting from the decomposition of limestone beneath, can be occupied by both temporary or permanent pools. Their aquatic vegetation is developing towards completely filling up these holes and is accordingly changing. Various aspects of the vegetation, corresponding to the successive stages of development of the limestone sink-holes are described. Human activities interfere with the rhythm of this dissolution, sometimes in delaying, but mostly in accelerating the filling up of the pools. In the Lesser Antilles, the plant life of these sink-holes and their biotopes are therefore endangered.

Joël Jérémie & Aline Raynal-Roques, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Long d'environ 750 km, l'archipel des Petites Antilles, qui s'étend du Venezuela à l'île de Puerto Rico, est constitué d'une quarantaine d'îles de dimensions restreintes, disposées en arc de cercle entre le 12^e et le 19^e degré de latitude Nord.

Géologiquement, cet archipel est constitué de 2 arcs volcaniques d'âges différents, superposés au sud à la hauteur de l'île de Grenade (Fig. 1) :

— Un arc ancien où les îles sont composées de roches volcaniques datées de l'Éocène au Miocène moyen presque partout recouvertes d'une couche de calcaires plio-pleistocènes ; ces formations se retrouvent dans les îles de St. Lucia et de la Martinique dont elles forment de petites parties, tandis qu'elles constituent essentiellement Marie-Galante, la Grande-Terre de la Guadeloupe, la Désirade, Antigua, St. Barthelemy, St. Martin et Anguilla.

— Un arc récent, interne au précédent, où le socle ancien est recouvert d'autres roches volcaniques (de l'Oligo-Pliocène à actuel) ; cet arc est constitué des îles de Grenade et des Grenadines, de la plus grande partie de St. Vincent, St. Lucia et de la Martinique, de Dominica, les Saintes, la Basse-Terre de la Guadeloupe, Montserrat, Nevis, St. Kitts. Toutes ces îles ont donc des reliefs jeunes et certaines d'entre-elles sont encore de nos jours

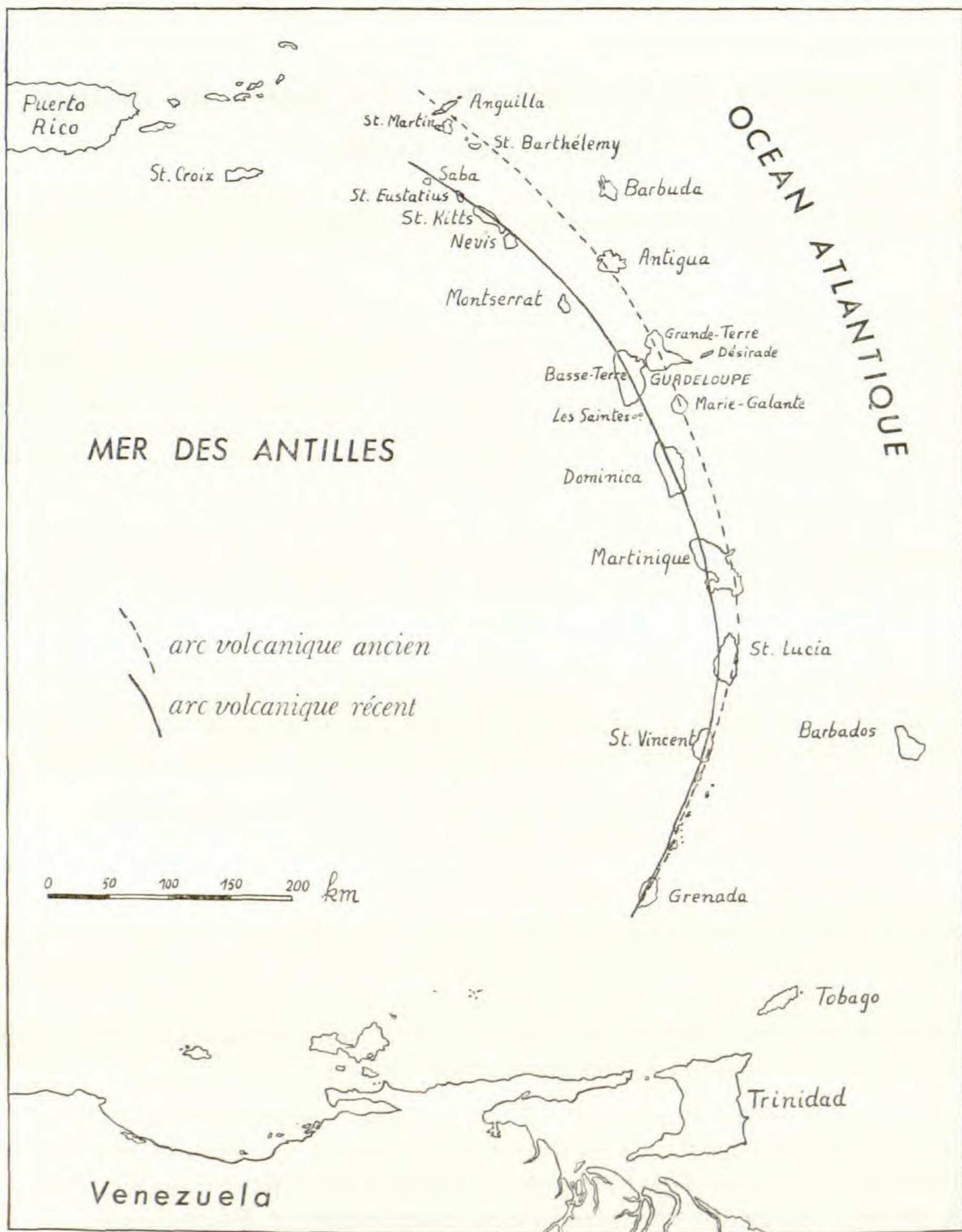


FIG. 1. — L'archipel des Petites Antilles et les 2 arcs volcaniques.

l'objet d'une intense activité volcanique (les dernières éruptions eurent lieu en 1976 à la Guadeloupe et en 1979 à St. Vincent).

Sur la majorité de ces îles (la plus grande, la Guadeloupe, avec environ 1500 km², est elle-même composée principalement de 2 îles séparées par un étroit bras de mer, la Rivière Salée), on trouve, sur des surfaces réduites, des milieux très divers en raison des variations locales des facteurs climatiques (pluviosité essentiellement), de l'altitude et de la constitution du sol. Bien que de nombreux biotopes aient été l'objet de travaux scientifiques, surtout au XIX^e et XX^e siècle, il paraissait indispensable d'effectuer des études d'écologie dynamique en associant des spécialistes de disciplines diverses. Dans cette optique, des chercheurs du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris ont effectué, depuis 1977, sous la direction du Pr. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, plusieurs missions multidisciplinaires dans une quinzaine d'îles.

Des prospections floristiques et faunistiques de divers biotopes, effectuées depuis 1973, avaient déjà montré l'intérêt particulier des milieux aquatiques antillais et tout spécialement des mares de dolines, qui n'avaient jusque là fait l'objet que de travaux ponctuels. Une étude d'ensemble de ces mares par des botanistes et des zoologistes a été décidée et est actuellement en cours. Dans cette publication, consacrée en premier lieu à la végétation macrophytique, nous donnons aussi une brève définition du milieu et essayons de montrer sous quel angle est abordé le problème.

A. LE MILIEU

1. FORMATION ET LOCALISATION DES MARES DE DOLINES

Les îles ou les portions d'îles appartenant à l'arc géologique ancien, recouvertes de calcaires, ont été et sont l'objet, par endroits, d'une érosion particulière de type karstique. Les eaux de pluie contenant en solution une faible quantité d'acide carbonique (H₂CO₃) attaquent et dissolvent la surface des plateaux calcaires puis cheminent dans la roche poreuse et perméable ; cette action donne naissance à de petites cavités, dépourvues d'exutoire de surface, vers lesquelles convergent les eaux de ruissellement. L'érosion se poursuit lentement par dissolution et désagrégation mécanique et aboutit à la formation de galeries et trous souterrains provoquant des effondrements. L'ensemble de ces phénomènes entraîne la mise en place d'un relief typique des plateaux karstiques et en particulier la formation de cavités de dissolution qui correspondent à des dolines, c'est-à-dire à des dépressions sans exutoire de surface.

Une doline continue à se surcreuser tant que les eaux de pluie qui s'y rassemblent s'infiltrent rapidement au fond de la cuvette ; dans ce cas, elle correspond à l'ouverture d'un chenal souterrain. D'autres sont l'objet d'une accumulation d'un sol épais constitué surtout d'argile de décalcification tapissant progressivement le fond qui devient de plus en plus imperméable ; les eaux qui s'y rassemblent y stagnent et c'est le début de la formation d'une mare de doline qui a pour corollaire un ralentissement des infiltrations, donc des phénomènes de dissolution du calcaire sous-jacent, et la mise en place de phénomènes complexes d'alluvionnement, processus qui aboutissent à la « mort » de la doline.

A côté de ces mares de dolines naturelles, il en existent d'autres qui ont été creusées par l'Homme dans le but de constituer une réserve d'eau pour ses besoins et ceux de ses animaux ; ces mares artificielles sont les plus nombreuses, mais le creusement a souvent été effectué au fond d'une cuvette où l'eau avait tendance à s'accumuler ; on peut alors, dans certains cas, parler de mares de formation mixte, l'Homme ayant surcreusé des dolines.

Aux Petites Antilles, les mares de dolines sont particulièrement abondantes à Marie-Galante, à la Grande-Terre de la Guadeloupe et à Antigua ; on en observe aussi, mais en petit nombre, au SE de la Martinique et au NE de St. Lucia. La région où elles sont les plus typiques se situe à la partie méridionale de la Grande-Terre, appelée les Grands-Fonds, que LASSERRE (1961) a particulièrement bien décrits ; en vue aérienne, le paysage apparaît composé de vallées sèches et de dépressions fermées (les dolines) séparées par des collines calcaires appelées « mornes » aux Antilles françaises (Pl. 2, *haut*).

2. BIOCLIMATOLOGIE DES PLATEAUX CALCAIRES

Les Petites Antilles sont sous l'influence d'un climat chaud et humide ; continuellement ventilée par les alizés qui soufflent du NE vers le SW, chaque île possède une côte au vent (orientale) un peu plus arrosée que la côte sous le vent (occidentale). Les îles volcaniques de l'arc géologique récent, montagneuses pour la plupart, par leur relief élevé, arrêtent ces masses d'air chaud et humide de l'atlantique qui, s'élevant au contact des terres, donnent naissance à des nuages et à d'abondantes pluies sur les sommets (jusqu'à 10 m d'eau par an à la Soufrière de la Guadeloupe (1467 m) alors que des localités des côtes au vent ou sous le vent de la Basse-Terre, distantes de la Soufrière d'une dizaine de kilomètres, n'en reçoivent que 1,5 à 2 m). Les îles recouvertes de calcaire, peu élevées (136 m à la Grande-Terre de la Guadeloupe ; 204 m à Marie-Galante) ne présentent pas de telles variations locales.

D'une manière générale, pour toutes les îles basses c'est la répartition temporelle des précipitations qui est le facteur climatique primordial ; en effet, les 2 saisons définies correspondent aux différences de répartition annuelle des pluies. Le carême, période la plus sèche de l'année, dure de janvier à avril ; l'hivernage, saison des pluies, prend place de juillet à décembre. Entre ces 2 saisons se situe une période de transition modérément pluvieuse (THÉVENEAU, 1965). — Fig. 3.

Il est bien évident que l'eau, et par conséquent le régime pluviométrique, constitue le facteur limitant essentiel pour la flore et la faune des mares, d'autant plus que les autres facteurs climatiques (température, insolation, etc.) varient relativement peu tout au long de l'année. Lorsque l'hivernage est normalement pluvieux, les mares sont bien pleines à partir du mois d'août. Les plus profondes (parfois jusqu'à 2 m) et celles qui sont abritées des rayons du soleil par la présence sur leur marge d'arbres touffus sont toujours en eau et ne s'assèchent que très rarement, à la fin d'un carême particulièrement sec ; d'autres, moins profondes ou moins à l'ombre¹, sont le plus souvent desséchées pendant le carême ; le peuplement floristique et faunistique de ces mares se ressent de cette sécheresse tem-

1. Signalons que des températures maximales de l'ordre de 41° ont été enregistrées au niveau de la couche d'eau superficielle de certaines mares de la Grande-Terre en juillet-août entre 14 et 16 heures (POINTIER & al., 1977).



Pl. 2. — *En haut* : vue aérienne de la partie S des Grands-Fonds à la Grande-Terre ; succession de vallées sèches, dépressions et collines calcaires. — *En bas* : mare de doline presque circulaire et sans exutoire, en Grande-Terre (entre Gosier et Ste. Anne) ; stade de jeunesse. — Photos J. JÉRÉMIE.

poraie, car certaines espèces aquatiques ne peuvent vivre longtemps à sec ; aussi n'y trouve-t-on généralement que des espèces adaptées à des conditions amphibies qui survivent en s'enfouissant elles-mêmes ou en enfouissant leurs semences ou leurs diaspores profondément dans le sol, dans une zone qui restera un peu humide en cas de dessèchement.

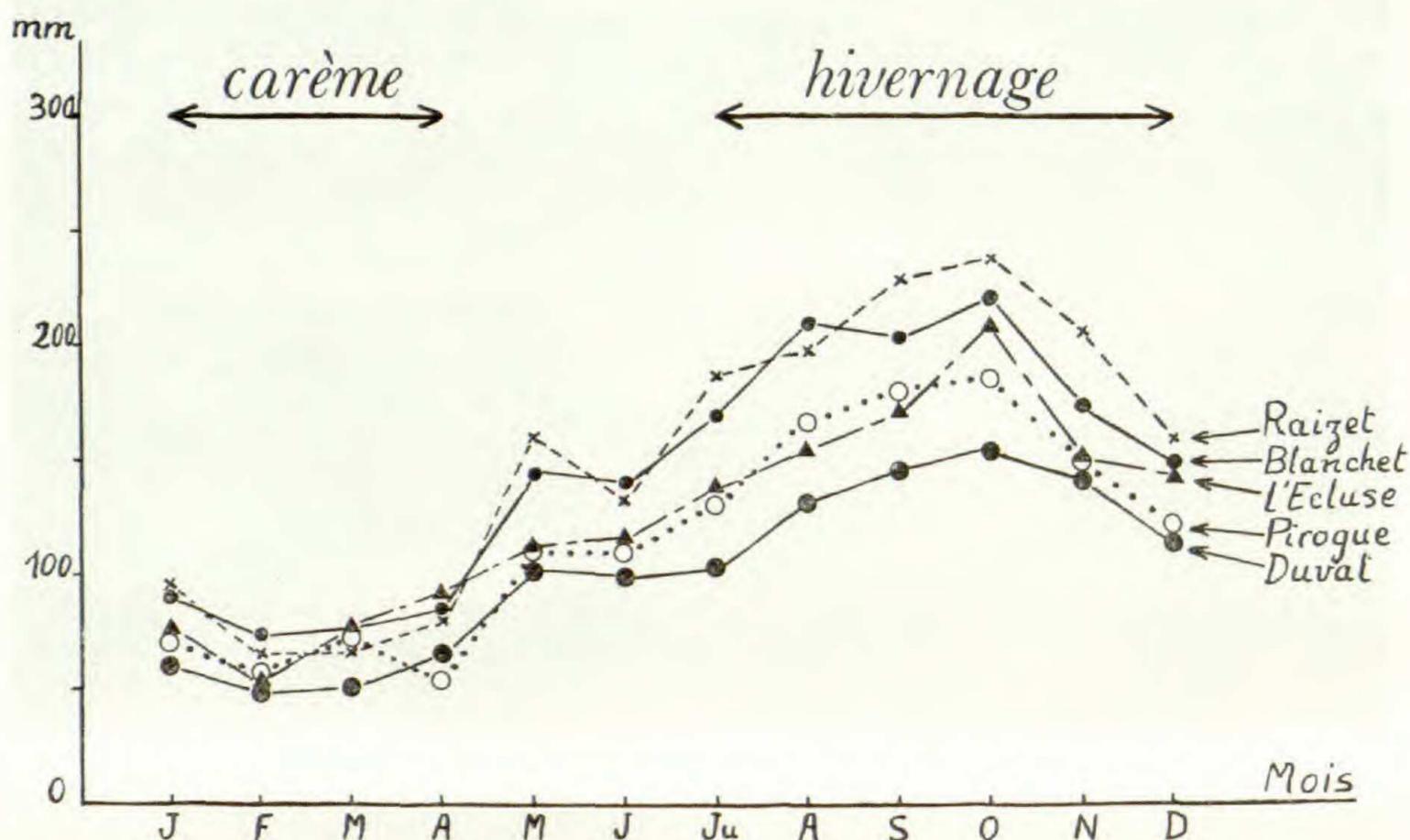


FIG. 3. — Pluviométrie en Grande-Terre et à Marie-Galante (Pirogue) : hauteur moyenne des pluies (en mm) sur 10 ans (1951-1960), d'après les données du Service de la Météorologie Nationale. Entre le carême (saison sèche) et l'hivernage (saison humide) s'installe une saison de transition aux pluies modérées.

3. CARACTÉRISTIQUES CHIMIQUES DE L'EAU DES MARES

L'eau des mares de dolines est généralement douce et peu minéralisée. Certaines mares situées à peu de distance de la mer sont un peu plus minéralisées, leur teneur en NaCl étant plus élevée. Pour d'autres, la minéralisation est le plus souvent due à l'accumulation du calcium.

Le pH des eaux (mesuré sur place grâce à un papier indicateur relativement précis) a généralement été trouvé compris entre 5,2 et 6 ; il s'agit donc d'eaux douces et on peut considérer ces milieux comme oligo- à mésotrophes. Il faut signaler que ce pH peut varier de manière importante d'un moment à l'autre ; les plus grands écarts ont été trouvés lorsqu'il est mesuré après de fortes pluies (il est alors compris entre 6 et 7, élévation probablement due à l'apport d'éléments du sol, par ruissellement).

Nous présentons ci-après les résultats d'analyses faites pour 3 mares de la Grande-Terre de la Guadeloupe en 1980¹.

1. Analyses effectuées au Laboratoire souterrain du CNRS de Moulis, sous la direction de C. JUBERTHIE que nous remercions bien vivement.

LOCALITÉ	DATE	RÉSIS- TIVITÉ (Ω -cm)	Cl ⁻ (mg/l)	Na ⁺ (mg/l)	Mg ⁺⁺ (mg/l)	Ca ⁺⁺ (mg/l)	pH
Tombeau	15.1.80	5060	5,83	5,15	2,80	34,45	5,4
Nérée	2.2.80	6590	9,57	4,35	1,55	20,80	5,6
Besson	2.2.80	3500	2,81	5,35	3,45	59,70	5,7

B. VÉGÉTATION DES MARES DE DOLINES

1. CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA VÉGÉTATION

Pour cette étude, nous nous sommes intéressés uniquement aux macrophytes (Phanérogames, Ptéridophytes et Characées), immédiatement repérables sur le terrain¹. Comme nous l'avons montré pour un autre type de mare (à *Ruppia* et *Najas*) de la Guadeloupe (J. JÉRÉMIE & A. RAYNAL-ROQUES, 1978), on assiste souvent à une alternance de végétation en saison humide et en saison sèche et certaines espèces disparaissent parfois, ou sont bien moins abondantes, pendant une partie de l'année. La fugacité de ces espèces peut être liée au régime hydrique, mais certainement aussi à l'existence de facteurs plus complexes, comme des rythmes biologiques internes par exemple.

La plupart des mares retenues dans ce travail ont été visitées plusieurs fois, à des périodes différentes de l'année ; mais, comme le climat moyen n'apparaît pas sur un petit nombre d'années consécutives, de la même manière les modifications saisonnières de la végétation risquent d'être masquées par des variations aléatoires ; c'est pourquoi il semble préférable, pour le moment, de donner ici la composition floristique globale de ces mares, sans tenir compte des variations saisonnières.

Les plantes aquatiques ont souvent un grand pouvoir d'envahissement par la voie végétative ; en conséquence, l'aire minima (telle qu'elle est généralement définie), dans laquelle s'exprime la composition floristique de la végétation, est vaste. Comme les mares sont des biotopes de dimensions restreintes, un même point d'eau n'a guère de chance de donner une représentation floristique convenable de la végétation de ce type de milieu, qu'on ne pourra concevoir que par l'étude de nombreuses mares écologiquement comparables. La reconnaissance d'unités de végétation résultera d'une vue synthétique intégrant l'observation écologique et botanique d'un grand nombre de stations.

La méthode classique des relevés de végétation a paru inapplicable dans des milieux

1. En ce qui concerne les Algues, étudiées par A. COUTÉ du Laboratoire de Cryptogamie du Muséum de Paris, la récapitulation par groupes des 414 espèces, variétés et formes vivant dans les mares de Grande-Terre (Guadeloupe), telle qu'elle a été établie par BOURRELLY & MANGUIN (1952), est : Cyanophycées : 19 ; Rhodophycées : 1 ; Xanthophycées : 6 ; Diatomées : 254 ; Protomastiginées : 2 ; Dinophycées : 5 ; Euglenophycées : 52 ; Chlorophycées : 75.

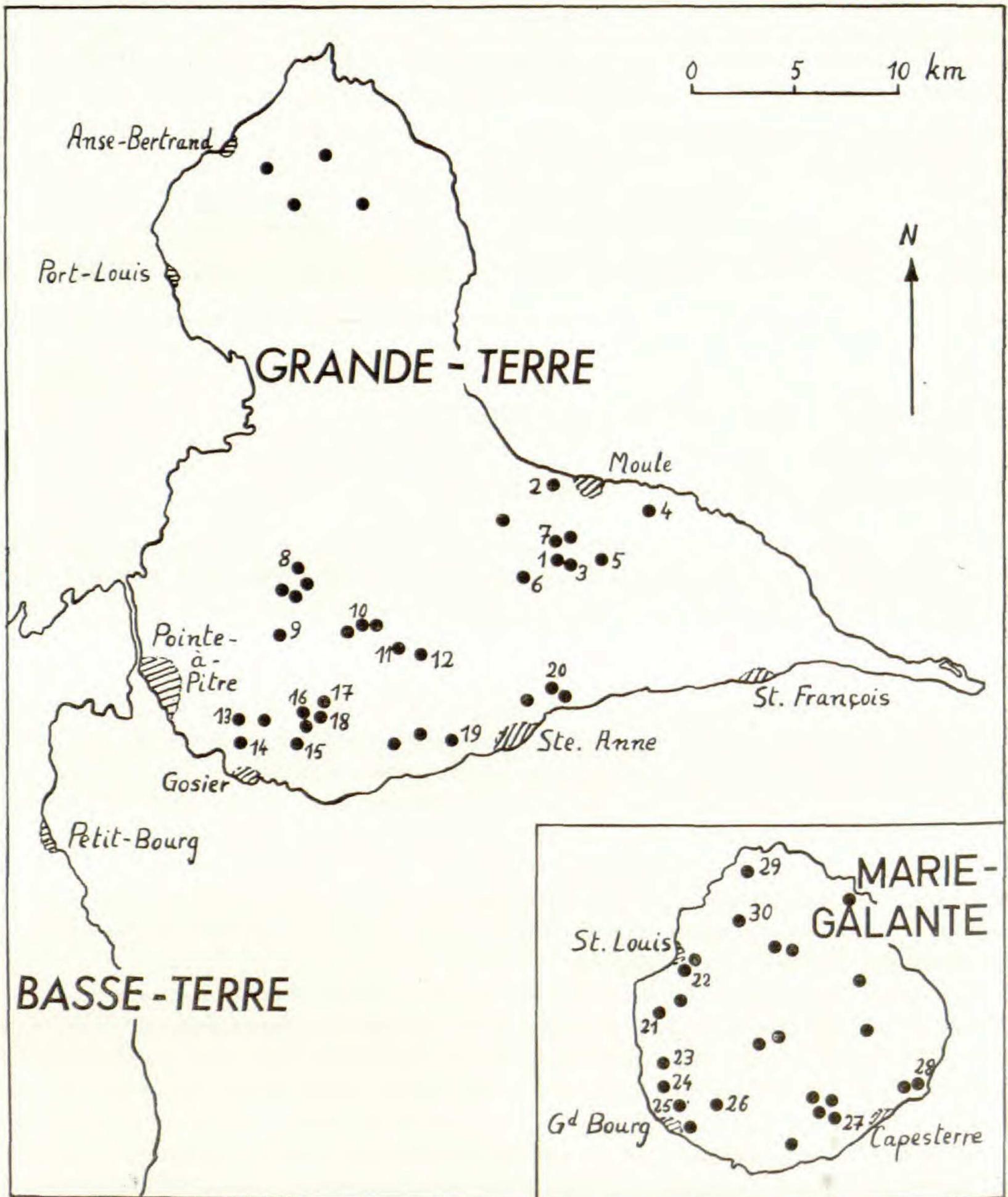


FIG. 4. — Localisation en Grande-Terre et à Marie-Galante des mares étudiées ; les mares numérotées sont celles citées dans ce travail. — GRANDE-TERRE : 1, Étang Cocoyer ; 2, mare de la Baie ; 3, Bel Étang ; 4, Porte d'Enfer (Moule) ; 5, l'Ilet ; 6, Port Blanc ; 7, mare de l'Écluse ; 8, Caraque ; 9, Nérée ; 10, W Boisvin ; 11, E Barot ; 12, Deshauteurs ; 13, Besson ; 14, Mathurin ; 15, Tombeau ; 16, 2^e mare Choutte ; 17, mare Digue ; 18, Délégue ; 19, Fonds Thézan ; 20, Châteaubrun. — MARIE-GALANTE : 21, Poisson ; 22, St. Louis ; 23, E Ballet ; 24, N Roussel ; 25, Bonneval ; 26, Pirogue ; 27, Pichery ; 28, l'Enclos ; 29, Catherine ; 30, G^d Pierre.

aussi inégalement développés. Aussi, pour chaque station étudiée, avons-nous simplement noté les diverses espèces en mentionnant leur extension et des données biologiques et phénologiques. Nous dégagons ainsi une description globale de la végétation, qui ne procède pas d'une comparaison de relevés, mais de l'addition raisonnée d'observations.

Dépressions endoréiques sans exutoire, les mares de dolines sont généralement isodiamétriques ; certaines occupent le fond d'une grande cuvette aux pentes parfois abruptes et sont assez profondes ; mais les plus nombreuses sont installées dans des creux des plateaux calcaires et sont entourées de terrains en pente douce souvent cultivés ou pâturés ; leur profondeur est le plus souvent faible.

Le comportement envahissant de nombreuses espèces végétales aboutit à la formation de taches dominées par l'une ou l'autre de ces espèces, qui occupe une place importante relativement à la taille modeste de la mare. Ainsi, la physionomie des mares de dolines est souvent celle d'une mosaïque dont les éléments sont disposés de façon anarchique ; les touffes se juxtaposent, s'interpénètrent ou se superposent. La profondeur est souvent trop faible pour qu'une zonation de la végétation apparaisse ; l'assèchement temporaire, à des intervalles semble-t-il irréguliers, permet l'implantation des espèces d'eau peu profonde sur toute la surface de la mare. Cependant, les *Nymphæa* par exemple s'installent toujours dans la partie la plus profonde, qu'elle ait moins de 40 cm d'eau (et s'assèche chaque année) ou plus de 1 m (et soit normalement permanente).

La mare qui occupe le fond d'une doline, qu'elle soit de formation naturelle, artificielle ou mixte, évolue. Le milieu physique et, corrélativement, le peuplement biologique se modifient et on peut reconnaître des mares récentes, relativement jeunes, ou âgées. Il nous a semblé possible, en considérant un ensemble de mares de dolines, de classer les types de végétation distingués en une série évolutive progressive dont les termes seraient liés à des conditions écologiques variables ; la végétation d'une mare, quelle qu'elle soit, se trouverait ainsi à un stade plus ou moins avancé de l'évolution.

2. DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION

Les modifications naturelles de la végétation des mares de dolines se produisent très lentement et l'étude de la série évolutive ne peut être faite, pour une même mare, au cours d'une vie humaine. Aussi avons-nous regroupé les mares étudiées par classes, correspondant à différentes étapes successivement atteintes par l'écosystème et 4 stades ont été retenus ici : stade de jeunesse, stade de maturité, stade de début de comblement, stade de fin de comblement.

a) Stade de jeunesse

Les jeunes mares de dolines des Petites Antilles, de petite taille (3 à 10 m de diamètre), sont le plus souvent des trous d'eau servant d'abreuvoir pour les animaux ; nombreuses en Grande-Terre et à Marie-Galante près des habitations, elles sont normalement à sec durant le carême et régulièrement entretenues par curage. Leur faible taille et les draguages fréquents limitent l'installation de nombreux végétaux ; le plan d'eau est généralement libre et on y trouve un petit nombre d'hydrophytes enracinés ou nageants (*Nymphæa*, *Lemna*, *Najas*, *Chara*) ; ils sont parfois accompagnés d'hélophytes (*Cyperus alopecuroides*,

Ludwigia octovalvis, *Caperonia palustris* ...), plantes dont seule la base est immergée lorsque la mare est en eau. Le peuplement végétal est presque toujours clairsemé.

Dans ces mares jeunes, une zonation régulière de la végétation n'est pas toujours décelable. Il arrive parfois qu'une seule espèce d'hydrophyte colonise le milieu. Les *Nymphaea*, lorsqu'ils sont présents, s'installent aux endroits les plus profonds, généralement vers le centre de la mare, tandis que les hélophytes se répartissent surtout à la périphérie ; mais le plus souvent, les espèces rencontrées sont disposées sans ordre, sans doute à cause des dimensions restreintes de ces points d'eau.

b) Stade de maturité

Les mares qui ont atteint ce stade géomorphologique sont le plus souvent de taille importante (20-100 m de diamètre). Les plus petites et celles qui ne sont pas en partie abritées du soleil s'assèchent généralement au moment du carême ; les autres peuvent être qualifiées de permanentes puisque l'eau subsiste toute l'année, au moins dans la zone la plus profonde (cependant, même dans ces dernières, il arrive que l'eau disparaisse complètement à la fin d'un carême particulièrement sec et rares sont les mares antillaises qui ne se sont jamais desséchées durant ces 20 dernières années).

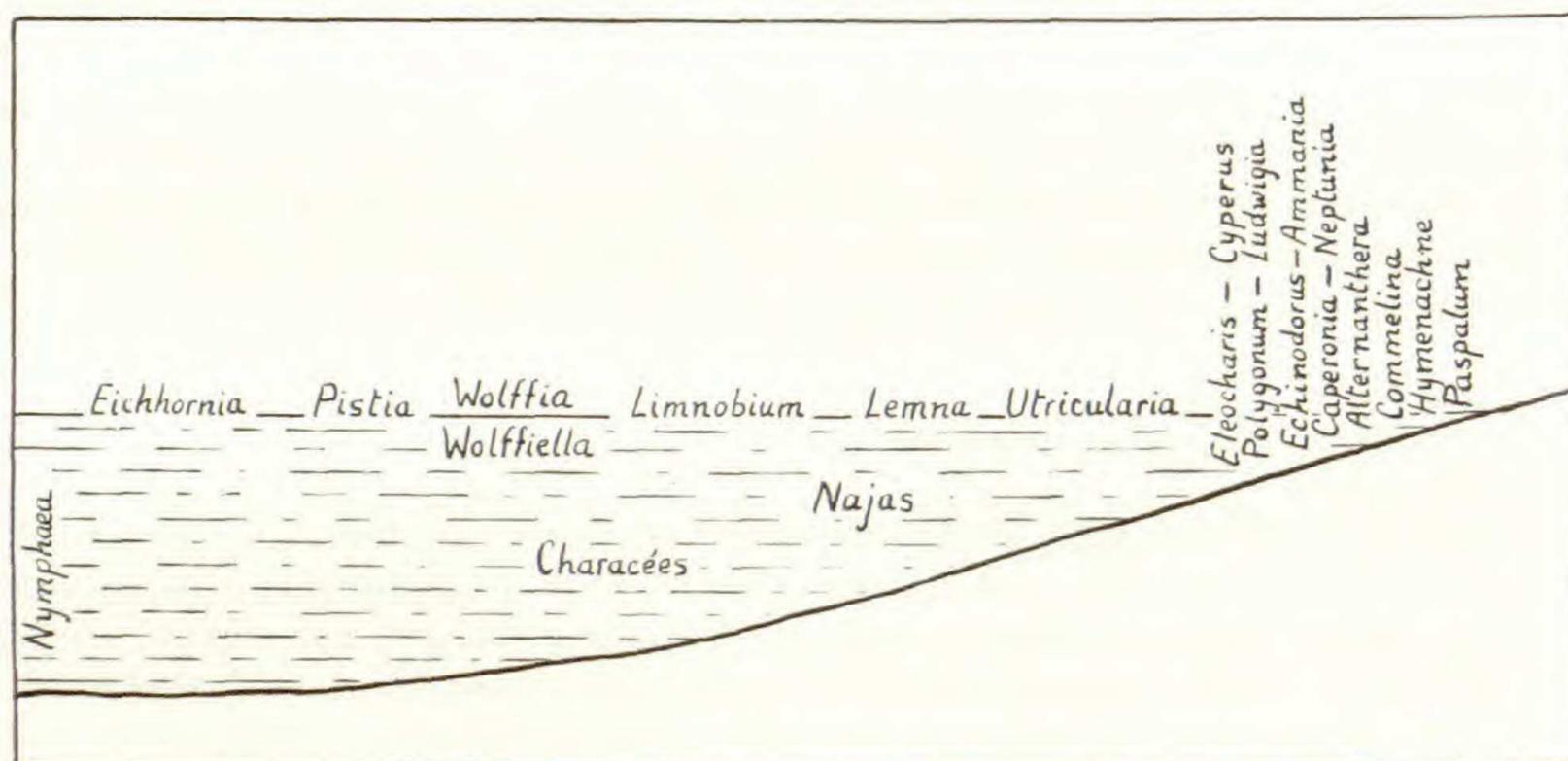


FIG. 5. — Représentation schématique de la localisation des végétaux dans une mare de doline au stade de maturité (synthèse des observations).

Physionomiquement, ces mares sont souvent circulaires ou elliptiques, parfois en partie abritées par le feuillage touffu de quelques grands arbres (*Mangifera indica*, *Calophyllum calaba*, *Tamarindus indica*) ou d'arbustes communs sur les mornes calcaires (*Hæmatoxylum campechianum*, *Acacia* spp., *Parkinsonia aculeata*, *Zizyphus mauritiana*, ...). Relativement profonde (jusqu'à 2 m), elles recueillent beaucoup d'eau au cours de la saison des pluies. Cette eau sert, encore de nos jours, pour certains besoins domestiques (lessive,

TABLEAU 1 : Espèces observées dans quelques mares jeunes

	GRANDE-TERRE (GUADELOUPE)						MARIE-GALANTE		
	2 ^e mare Choutte	Fonds Thézan	Caraque	Délégue	Port Blanc	Mathurin	E. Barot	Pichery	E. Ballet
Superficie (m ²)	250	700	150	100	150	80	120	40	70
pH de l'eau ¹	5,7	5,3	5,8	5,6	5,4	6,8	5,4	5,5	5,6
<i>Nymphæa</i> spp.	+		+	+		+			
<i>Lemna</i> spp.		+			+	+			
<i>Chara</i> spp.		+	+				+	+	+
<i>Najas guadalupensis</i>				+			+		
<i>Commelina diffusa</i>		+			+				
<i>Cyperus alopecuroides</i>	+		+						+
<i>Ludwigia octovalvis</i>	+							+	+
<i>Caperonia palustris</i>		+							+
<i>Paspalum distichum</i>	+		+	+		+			
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>			+						+

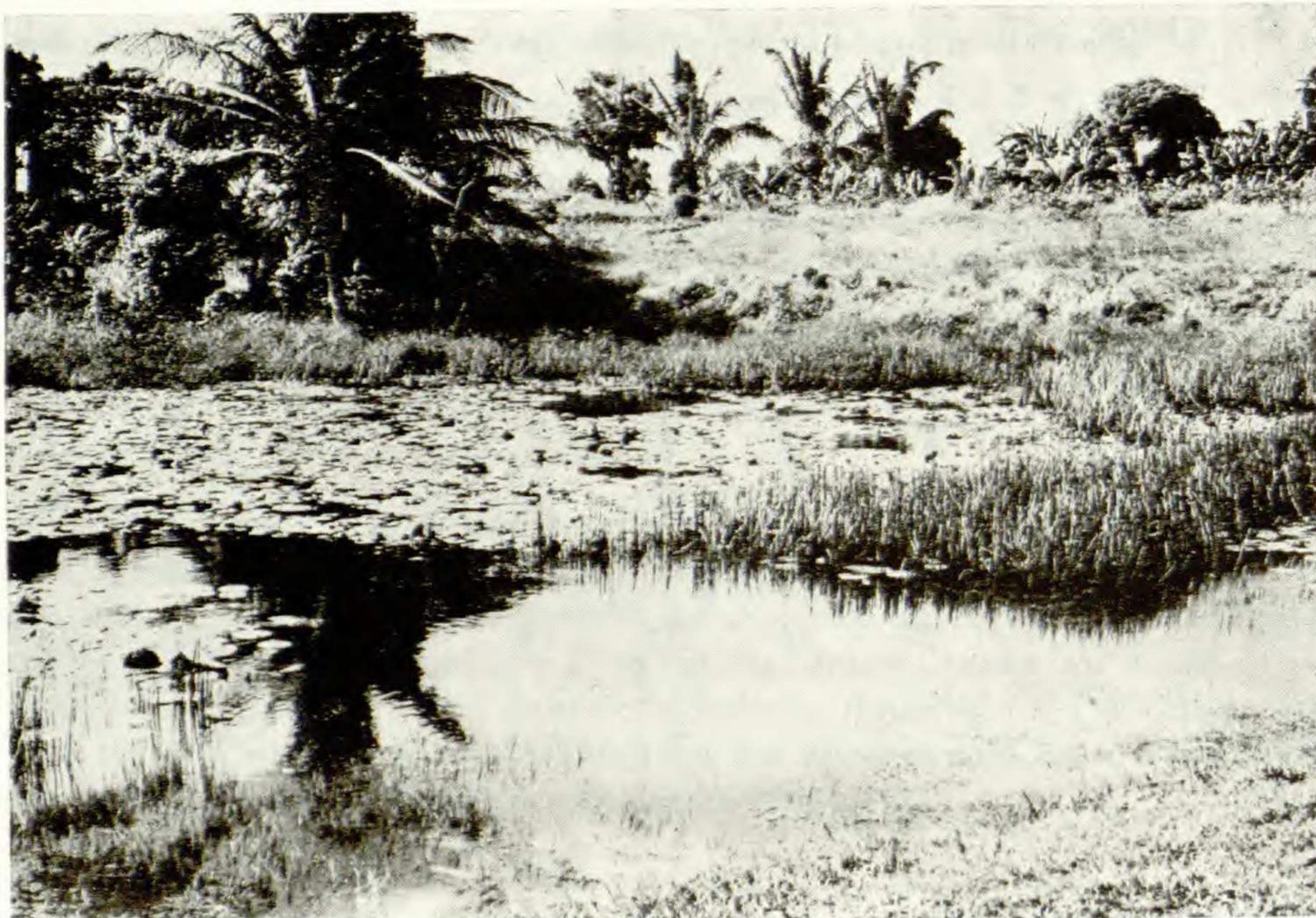
NOTES : 1. On trouve au moins 3 espèces de *Nymphæa* aux Petites Antilles (dont *N. ampla*, espèce la plus abondante, au sein de laquelle un certain nombre de variétés ont été reconnues). Ces espèces semblent avoir les mêmes exigences écologiques et leur détermination, encore incertaine, n'est donc pas indispensable dans le cadre de ce travail.

2. Deux espèces de *Lemna*, difficiles à distinguer sur le terrain, ont été trouvées dans les mares que nous étudions : *L. perpusilla* et *L. valdiviana*. Nos récoltes de Lemnacées ont été déterminées par E. LANDOLT, que nous remercions ici bien vivement.

3. Nous pensons avoir récolté au moins 2 espèces de *Chara* ; notre matériel a été confié à M^{me} GUERLESQUIN (Angers) et est actuellement en cours d'étude.

4. STEHLÉ (1980 : 279) pense que le *Najas guadalupensis* n'existe plus aux Antilles françaises. En réalité, les marais salés et étangs littoraux dans lesquels il l'a recherché en 1977 ne correspondent pas au biotope habituel de cette espèce qui n'est pas rare dans les mares d'eau douce que nous avons étudiées (à Marie-Galante, en Grande-Terre et à St. Lucia).

1. Lorsque le pH a été évalué plusieurs fois, c'est la moyenne des mesures qui est donnée ici.



Pl. 6. — *En haut* : mare à *Nymphaea* et *Eleocharis* à Marie-Galante ; stade de maturité. — *En bas* : mare à *Eichhornia crassipes* en cours de comblement, en Grande-Terre ; une zone d'eau libre subsiste à la périphérie. — Photos J. JÉRÉMIE.

TABLEAU 2 : Espèces observées dans quelques mares adultes

	MARIE-GALANTE						GDE- TERRE	ANTI- GUA	ST. LUCIA	MARTI- NIQUE
	Roussel	G ^a Pierre	Pirogue	Bonneval	Catherine	L'Enclos	Deshauteurs	Entre Jennings & Creek Side	Monchy	Morne Flambeau
Superficie (m ²)	1800	900	400	2000	800	700	300	500	400	1000
pH de l'eau	5,4	5,3	5,5	5,4	5,4	5,6	5,5	6,2	5,4	5,8
<i>Nymphæa</i> spp.	+		+		+	+	+		+	+
<i>Lemna</i> spp.	+					+	+			+
<i>Chara</i> spp.	+	+	+	+	+	+				
<i>Najas guadalupensis</i>	+	+		+	+	+			+	
<i>Utricularia gibba</i>		+				+	+	+		+
<i>Nitella</i> cf. <i>cernua</i>		+					+			+
<i>Pistia stratiotes</i>								+	+	
<i>Eichhornia crassipes</i>		+	+			+				
<i>Wolffiella lingulata</i>							+	+		
<i>Limnobium laevigatum</i>								+	+	
<i>Commelina diffusa</i>		+		+					+	
<i>Cyperus alopecuroides</i>	+	+	+	+	+					
<i>Ludwigia octovalvis</i>	+	+	+	+			+	+		+
<i>Caperonia palustris</i>	+			+	+	+				
<i>Paspalum distichum</i>	+	+				+				
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>		+			+				+	
<i>Echinodorus berteroi</i>	+			+		+				
<i>Alternanthera sessilis</i>		+							+	
<i>Neptunia plena</i>		+			+			+		
<i>Polygonum</i> sp.			+							
<i>Ammania latifolia</i>				+						
<i>Eleocharis maculosa</i>					+					
<i>Eleocharis interstincta</i>								+		+
<i>Æschynomene americana</i>									+	
<i>Wolffia brasiliensis</i>										+

NOTE : Les eaux douces des Petites Antilles renferment 3 genres de Lemnacées : *Lemna*, *Wolffia* et *Wolffiella*. Le genre *Wolffia* sensu stricto n'a pas encore, à notre connaissance, été signalé dans ces îles. Nous avons trouvé *Wolffia brasiliensis*, en 1979, dans 3 mares de la Martinique (Mare Capron, Morne Flambeau, Habitation Réunion). FOURNET (1978) inclue le genre *Wolffiella* Hegelm. dans le genre *Wolffia* Horkel ex Schleid. et cite par conséquent *Wolffia lingulata* Hegelm. pour *Wolffiella lingulata* (Hegelm.) Hegelm.

L'espèce *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. (= *Lemna polyrrhiza* L.) a toujours été signalée avec doute ; nous ne l'avons jamais observée aux Petites Antilles et il est probable qu'elle n'y existe pas.

vaisselle) dans les régions qui ne possèdent pas l'eau courante, ainsi que pour le bétail ; pendant de longues années elle fut utilisée dans les sucreries et on rencontre presque partout des mares de ce type à côté d'anciens moulins à vent aujourd'hui en ruines. Certaines de ces mares continuent à être régulièrement curées, mais presque jamais en totalité ; souvent, seules des portions de quelques m² sont entretenues et une grande partie de la végétation hydrophytique peut se développer librement.

Ces mares sont parfois entièrement envahies par la végétation et il n'est pas rare d'en observer complètement couvertes de plantes flottantes ou renfermant une flore submergée très abondante.

A ce stade, les espèces végétales aquatiques sont plus diversifiées ; en plus de celles déjà présentes au stade précédent, s'installent d'autres hydrophytes enracinés ou nageants (*Utricularia gibba*, *Nitella cernua*, *Pistia stratiotes*, *Eichhornia crassipes*, *Wolffiella lingu-lata*) ainsi que d'autres hélophytes (*Polygonum spp.*, *Alternanthera sessilis*, *Eleocharis interstincta*, *Neptunia oleacea*, ...). Certaines de ces plantes, très envahissantes, sont capables d'occuper tout le volume d'eau disponible ; la mare peut paraître parfois entièrement couverte d'une seule ou de quelques espèces flottantes (*Pistia*, *Eichhornia*, *Lemna*). Si l'on considère les plantes totalement immergées ou enracinées-dressées, on décèle parfois une tendance à zonation sans pour autant que la végétation apparaisse nettement ordonnée en anneaux concentriques comme c'est souvent le cas pour ce type de milieu ; on peut penser que la faible profondeur de l'eau (souvent pas plus d'un mètre au centre de la mare), associée aux variations importantes du niveau, soient défavorables à une répartition végétale en zones. Toutefois, on observe que les hélophytes sont généralement localisés au bord de la pièce d'eau, dans une zone qui se dessèche régulièrement ou reste à peine humide durant une partie de l'année ; le *Najas guadalupensis* occupe souvent la couronne externe tandis que les Characées sont un peu plus vers le centre. Mais habituellement, lorsqu'ils sont présents ensemble, *Najas* et Characées constituent des massifs denses qui s'interpénètrent. Les *Nymphæa*, comme nous l'avons dit plus haut, occupent de préférence les parties profondes et s'observent dans la portion centrale de ces mares. — Fig. 5.

c) Stade de début de comblement

Au fur et à mesure que la doline vieillit, les eaux de ruissellement, surtout lors des fortes pluies, transportent dans la mare divers éléments du sol (terre, graviers, ...) arrachés aux pentes des collines environnantes ; ces alluvions torrentielles s'accumulent au fond de la doline et la comblent de plus en plus, phénomène accéléré par le dépôt des débris végétaux provenant des plantes aquatiques. Les mares qui sont en début de comblement comportent une partie, centrale ou non, dont le fond est exhaussé. L'eau est en grande partie masquée par des plantes flottantes qui constituent des radeaux avancés au-dessus des zones profondes ; les espèces immergées sont abondantes ; sur les hauts-fonds, une prairie inondée, constituée de hautes herbes, a une physionomie de marécage. L'ensemble de la mare évoque une juxtaposition de lambeaux de prairie marécageuse et de petits plans d'eau.

La végétation des hauts-fonds atteint une hauteur de 1,5-2 mètres ; il s'agit de certaines grandes Cypéracées (*Cyperus alopecuroides*, *Eleocharis interstincta*, *Fuirena umbellata*) associées au *Ludwigia octovalvis* et à des espèces de *Polygonum* (*P. punctatum*, *P. acu-*

TABLEAU 3 : Espèces observées dans quelques mares âgées

	MARES EN DÉBUT DE COMBLEMENT								MARES EN FIN DE COMBLEMENT		
	GRANDE-TERRE					MARIE-GALANTE			GRANDE-TERRE		
	Châteaubrun	Nérée	Mare Digue	Porte d'Enfer (Moule)	L'ilet	W Boisvin	Poisson	St. Louis	Étang Cocoyer	Mare de la Baie (Moule)	Bel Étang
Superficie (m ²)	4000	700	700	5000	5000	900	1800	3000	30000	3000	20000
pH de l'eau	5,8	5,2	5,5	5,6	5,6	5,4	5,6	5,7	6	5,6	5,9
<i>Nymphæa</i> spp.					+		+	+	+	+	
<i>Lemna</i> spp.			+	+	+		+	+	+	+	+
<i>Chara</i> spp.				+	+		+		+	+	
<i>Najas guadalupensis</i>				+			+				
<i>Utricularia alpina</i>	+	+	+		+			+	+	+	+
<i>Nitella</i> cf. <i>cernua</i>							+	+	+		
<i>Pistia stratiotes</i>			+		+				+		
<i>Eichhornia crassipes</i>	+	+	+			+		+	+	+	
<i>Wolffiella lingulata</i>	+	+			+			+	+	+	+
<i>Limnobium laevigatum</i>					+		+	+	+		+
<i>Commelina diffusa</i>		+	+	+	+	+		+	+	+	+
<i>Cyperus alopecuroides</i>		+	+				+	+	+		+
<i>Cyperus rotundus</i>	+										
<i>Ludwigia octovalvis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	+						+		+		+
<i>Caperonia palustris</i>				+		+					
<i>Paspalum distichum</i>	+	+					+			+	
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	+				+			+	+		+
<i>Echinodorus berteroi</i>				+			+				
<i>Alternanthera sessilis</i>							+		+		
<i>Neptunia plena</i>				+						+	

TABLEAU 3 (suite)

	MARES EN DÉBUT DE COMBLEMENT								MARES EN FIN DE COMBLEMENT		
	GRANDE-TERRE					MARIE-GALANTE			GRANDE-TERRE		
	Châteaubrun	Nérée	Mare Digue	Porte d'Enfer (Moule)	L'ilet	W Boisvin	Poisson	St. Louis	Etang Cocoyer	Mare de la Baie (Moule)	Bel Étang
Superficie (m ²)	4000	700	700	5000	5000	900	1800	3000	30000	3000	20000
pH de l'eau	5,8	5,2	5,5	5,6	5,6	5,4	5,6	5,7	6	5,6	5,9
<i>Polygonum spp.</i>			+		+	+	+	+	+		+
<i>Ammania latifolia</i>				+				+			
<i>Æschynomene americana</i>	+										
<i>Acrostichum aureum</i>						+	+				
<i>Fuirena umbellata</i>	+								+	+	+
<i>Sesbania sericea</i>	+										
<i>Cyclosorus tottus</i>			+			+			+	+	+
<i>Vigna luteola</i>			+							+	+
<i>Eleocharis interstincta</i>		+	+	+			+	+	+	+	+
<i>Ipomœa aquatica</i>				+					+	+	
<i>Heteranthera reniformis</i>								+			
<i>Eclipta alba</i>									+		
<i>Hydrocotyle umbellata</i>									+	+	+
<i>Rhynchospora corymbosa</i>									+	+	+
<i>Pentodon pentandrus</i>									+	+	+

minatum, *P. densiflorum*)¹ ; sur ces hautes herbacées grimpent souvent des espèces lianescentes (*Vigna*, par exemple) ; une fougère aquatique (*Cyclosorus tottus*) est aussi parfois présente. Seule la base de ces plantes (qui constituent une véritable prairie inondée) est mouillée en permanence ou durant une grande partie de l'année ; leurs parties mortes s'entassent sur le fond qui se surélève progressivement et devient de plus en plus riche en matières organiques ; c'est le phénomène d'atterrissement. Autour (ou à côté) de cette zone prairiale, la zone en eau, qui occupe la plus grande partie de la surface de la mare, renferme certaines des espèces signalées au stade précédent — Fig. 7.

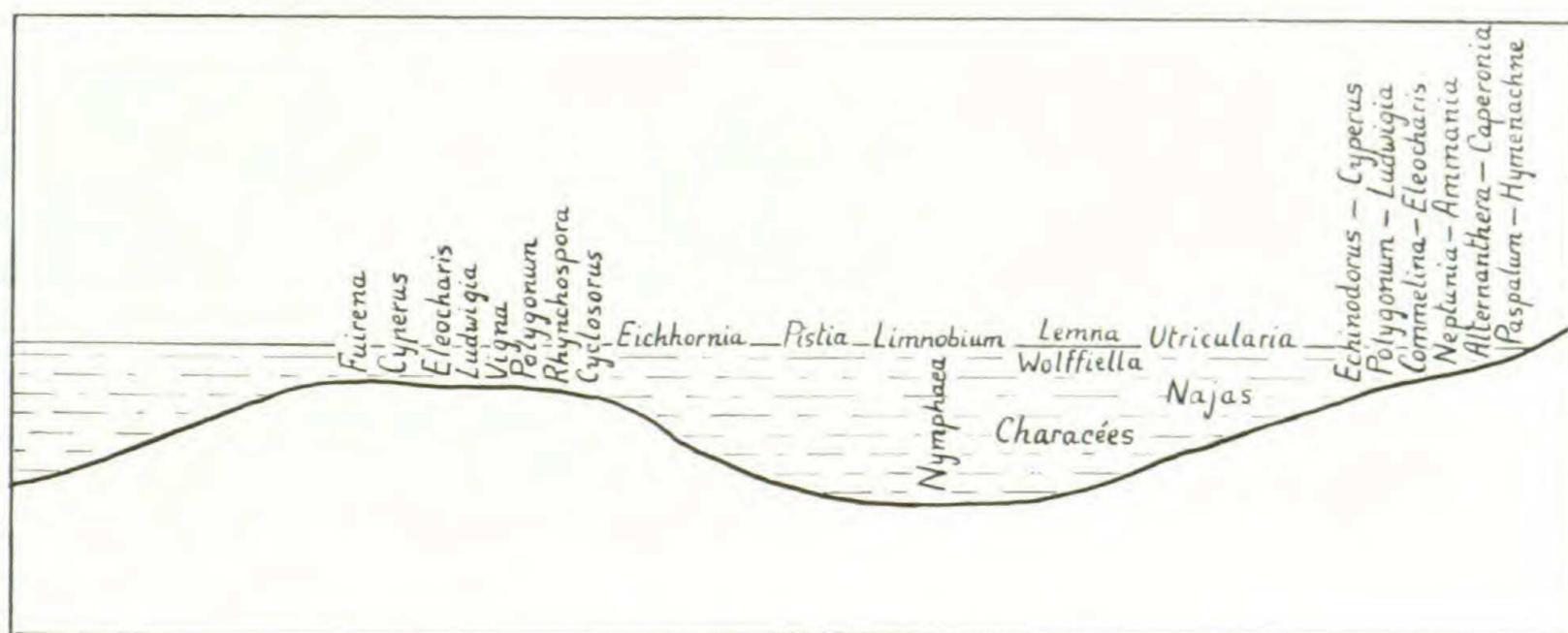


FIG. 7. — Représentation schématique de la localisation des végétaux dans une mare de doline qui commence à se combler par le centre (synthèse des observations).

d) Stade de fin de comblement

Le processus précédent se poursuivant lentement, on aboutit à un stade où la mare, généralement de grande dimension, est presque entièrement comblée. Lorsque le comblement s'est effectué à partir du centre, il ne subsiste plus, autour de la prairie inondée qui s'est considérablement étendue, qu'une étroite ceinture d'eau peuplée de diverses espèces flottantes ou enracinées. Le nombre total d'espèces observées dans chacune de ces mares est plus important qu'aux stades précédents ; 2 espèces assez rares, radicanes aux nœuds (*Hydrocotyle umbellata*, stolonifère, à tige flottante ou rampante et *Pentodon pentandrus*, lianescente, croissant dès la limite de la zone prairiale) et qui se trouvent plutôt, en Guadeloupe, dans des milieux marécageux d'arrière mangrove lacustre, ont été trouvées dans 3 mares presque comblées de la Grande-Terre. Comme on peut le voir sur la figure 8 indiquant la localisation, en mai 1981, de la végétation dans la plus grande de ces mares, l'Étang Cocoyer, les diverses espèces se trouvant dans la partie en eau ne sont pas les mêmes d'une zone à l'autre ; elles forment des masses d'importance variable, qui s'interpénètrent et sont disposés sans ordre.

1. Ces plantes sont parfois difficilement accessibles ; dans ce cas, leur présence a toutefois été notée sans qu'il soit possible de les déterminer à l'espèce.

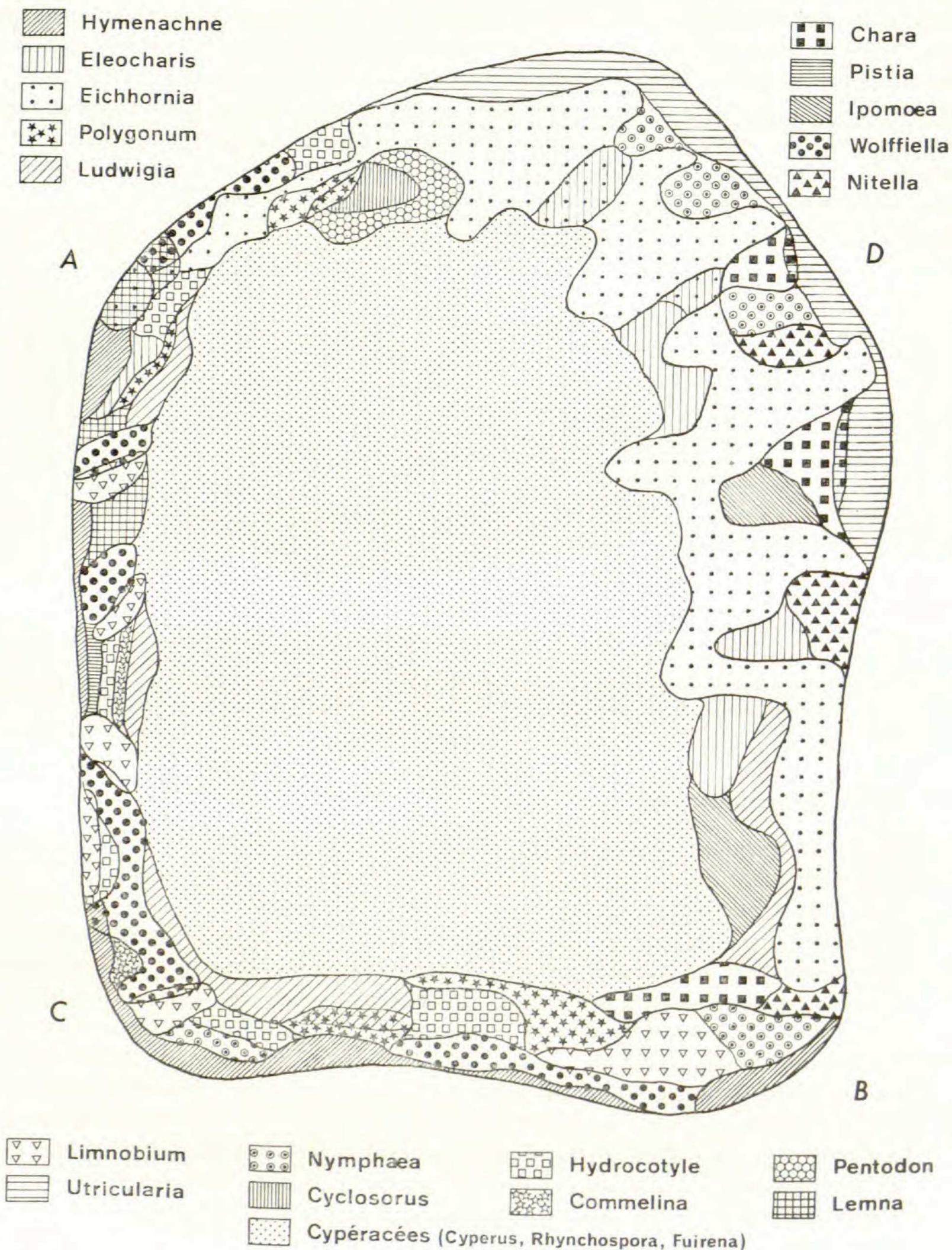


FIG. 8. — Représentation schématique de la végétation en mosaïque de l'Étang Cocoyer (Grande-Terre, mai 1981) : stade de fin de comblement. Pour plus de clarté, les chevauchements des différentes zones n'ont pas toujours été indiqués.

A ce stade, s'il n'y a aucune intervention humaine, la mare se comble totalement et une végétation marécageuse (essentiellement à *Rhynchospora*) s'installe à son emplacement ; ces terrains sont parfois récupérés par l'Homme, qui achève de les combler, pour y installer des cultures ; c'est ce qui s'est produit pour la mare de l'Écluse, près de l'Étang Cocoyer, qui n'existe plus et à l'emplacement de laquelle se trouve aujourd'hui un champ de Canne à sucre.

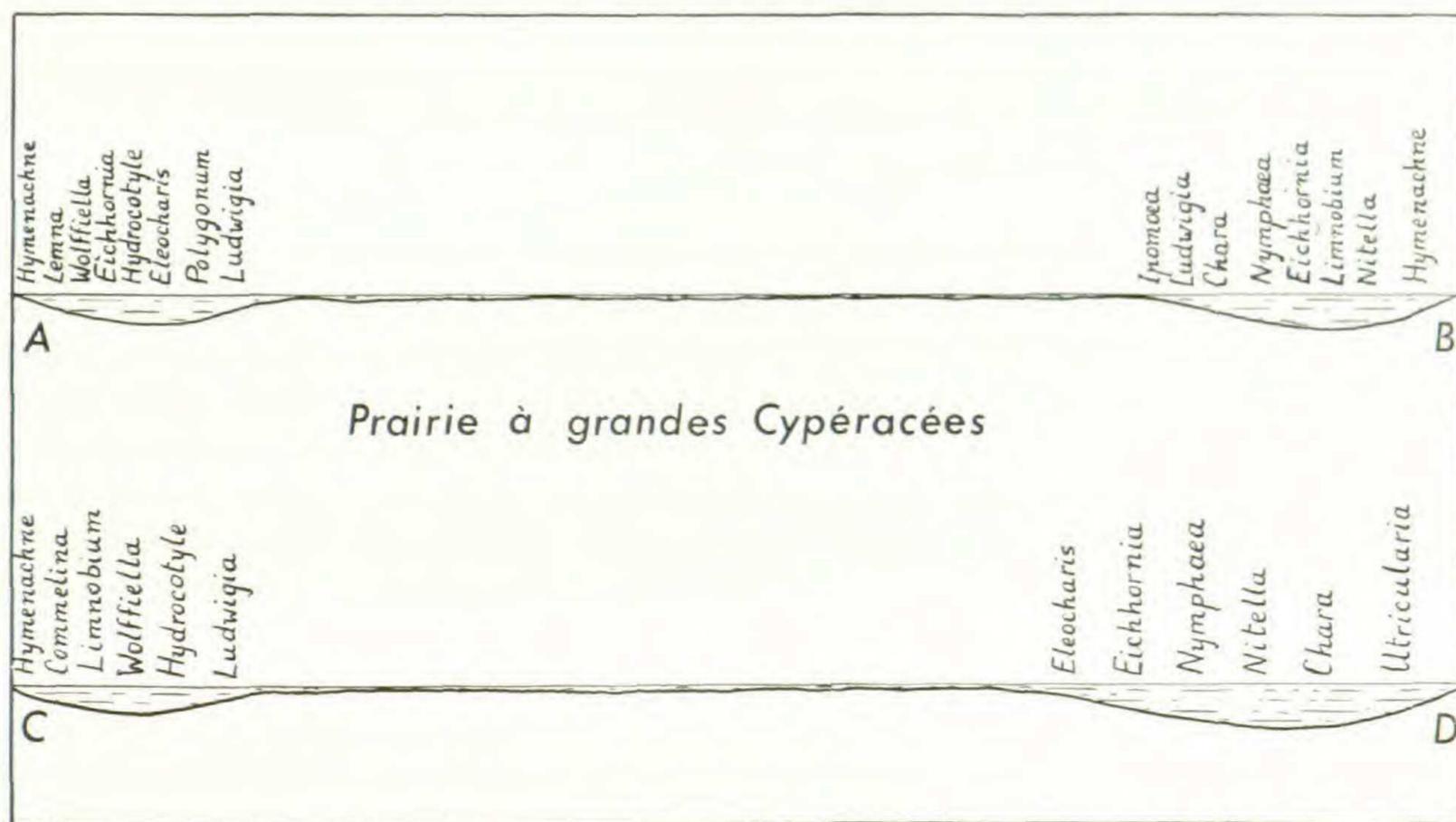


FIG. 9. — Localisation des espèces sur deux transects à travers l'Étang Cocoyer (selon A-B et C-D, fig. 8) ; observations en mai 1981.

3. ÉVOLUTION DE L'ÉCOSYSTÈME

Les stades que nous avons considérés représentent 4 étapes importantes dans l'évolution de la végétation d'une mare de doline. Chaque mare constitue un système dynamique ; nous avons rencontré successivement des groupements végétaux de plus en plus complexes dans des milieux de plus en plus étendus. Depuis la naissance de la mare jusqu'à sa disparition, l'évolution de la végétation est concomitante de l'évolution géomorphologique.

Les principales étapes successivement atteintes par la végétation dans la série évolutive sont donc les suivantes :

Stade de jeunesse : végétation aquatique pauvre,
à 1 ou 2 espèces d'hydrophytes.



Stade de maturité : apparition d'espèces envahissantes
(*Pistia* — *Eichhornia* — *Limnobium*).



Stade de début de comblement : phénomènes d'alluvionnement ;
extension des espèces envahissantes ;
formation d'une prairie inondée à grandes Cypéracées.



Stade de fin de comblement : extension de la prairie
à grandes Cypéracées ; amenuisement du volume d'eau libre ;
nombre important d'espèces hydrophytes.



Disparition de la mare : végétation de marais comblé ;
élimination progressive des hydrophytes.

Une telle évolution devrait naturellement conduire, à long terme, à l'élimination de la végétation aquatique et de toute vie animale spécifique des mares de dolines. La survie de ces espèces n'est assurée que par l'apparition de jeunes dolines qui relaient celles qui disparaissent. Mais la formation des dolines est très lente d'où le danger, pour la persistance de ces biotopes, de l'accélération du comblement dû à l'Homme, comme c'est le cas dans certaines régions surpeuplées où l'eau des mares ne présente plus beaucoup d'intérêt pour la population (grâce à l'adduction d'eau potable). Par contre, dans d'autres régions moins peuplées, sans eau potable, l'action humaine est retardatrice du comblement : on évite l'envasement de la périphérie des mares pour garder de l'eau disponible, indispensable pour l'Homme et les animaux durant le carême.

L'évolution de la végétation est probablement concomitante aussi de celle des animaux qu'hébergent ces mares. On sait à quel point les espèces animales d'eau douce sont dépendantes du milieu environnant et particulièrement de la végétation aquatique qui joue un rôle essentiel pour l'oxygénation de l'eau, fournit la nourriture et sert de refuge et de lieu de ponte (la face inférieure des feuilles de *Nymphaea* est souvent tapissée d'œufs de mollusques). L'étude dynamique en cours, qui porte sur l'essentiel de la flore et de la faune d'un certain nombre de mares à divers stades d'évolution, apportera certainement des renseignements intéressants sur l'évolution de cet écosystème.

Pour l'instant, nous nous contentons de donner une liste, bien incomplète, de quelques espèces animales vivant dans ces mares (d'après PINCHON, 1971 ; POINTIER & al., 1977 et les premières observations de nos collègues de la mission Muséum-Antilles).

- Oiseaux : *Oxyura dominica* (Canard Routoutou) ; *Butorydes virescens* (Kio).
- Batraciens : *Bufo marinus* (Crapaud) ; *Pelusios subniger* (Tortue) ; *Pseudemys stetyneri* (Molokoïe de Marie-Galante).
- Mammifères : *Rattus rattus*, *R. norvegicus* (Rat).
- Poissons : *Pœcilia reticulata* (Guppy) ; *Tilapia mossambica* (Lapia).
- Mollusques : *Biomphalaria glabrata*¹ ; *B. schrammi* ; *Drepanotrema lucidum* ; *D. anatinum* ; *D. kermatoides* ; *Plesiophysa granulata* ; *Gundlachia radiata* ; *Eupera viridans* ; *Physa marmorata*.

1. Notons ici qu'environ 40 % des mares de dolines de la Grande-Terre renferment des *Biomphalaria glabrata*, mollusque vecteur de la Bilharziose à *Schistosoma mansoni*, mais qu'ils n'ont, jusqu'à maintenant, jamais été trouvé infestés par ce parasite (POINTIER, comm. pers. à J. J.).

- Hirudinées : *Helobdella punctatolineata* (Sangsue).
- Crustacées : *Chlamydotheca unispinosa*.
- Hétéroptères (Punaises d'eau) : *Pelocoris convexus* ; *Belostoma boscii* ; *Ranatra galantæ* ; *Hydrophilus insularis* ; *Lethocerus annulipes*.
- Coléoptères aquatiques (Ravets d'eau) : plusieurs espèces.
- Libellules et Agrions (plusieurs espèces à vie larvaire aquatique).

C. CONCLUSION

Aux Petites Antilles, la végétation d'une mare de doline est l'objet, au cours du temps, d'une évolution continue en corrélation avec l'évolution de la doline elle-même. Chaque type de végétation observé (et probablement aussi le peuplement animal) correspond à un état précis du milieu. L'évolution du sol aboutit au comblement de la doline et par conséquent à l'élimination, d'abord des espèces strictement aquatiques, puis des espèces hygrophiles ; une prairie marécageuse à grandes Cypéracées finit par occuper la cuvette et, au stade ultime, on peut admettre qu'à l'emplacement de la doline pourrait graduellement s'installer une végétation de type climacique : sur ces plateaux calcaires, il s'agit d'une végétation xéro-héliophile, formant des fourrés ou des bosquets (STEHLÉ, 1935, 1937), qui de nos jours ne s'exprime que par de rares lambeaux dégradés. Mais en fait, l'exiguïté des îles antillaises et la pression de l'occupation humaine font que cette ultime phase de l'évolution ne peut plus être atteinte. Si l'eau est utilisée par la population locale, les mares sont régulièrement curées et le comblement ne se fait pas complètement ; si cette eau n'est plus indispensable, la mare se comble, se transforme d'abord en marécage et, dès que possible, le terrain est généralement récupéré pour l'extension des cultures environnantes.

L'Homme peut donc agir pour retarder le comblement, mais dans le même temps, involontairement, par certains de ses travaux, il le favorise ; en particulier, le ruissellement des eaux sur les pentes dénudées par les cultures ou le surpâturage entraîne une érosion des sols et un alluvionnement plus important, dans la mare, que l'atterrissement dû au seul fonctionnement de l'écosystème aquatique.

Pendant longtemps, l'Homme est intervenu directement dans la création de nouvelles dolines, en les creusant ; aujourd'hui c'est chose rare. Comme dans le même temps, les pratiques agraires, par les déplacements et la régularisation de l'horizon superficiel du sol qu'elles impliquent, limitent la formation de nouveaux trous d'eau, les mares de dolines des Petites Antilles, comme la plupart des milieux aquatiques continentaux, sont menacées dans leur existence ; la végétation qu'elles renferment (et certainement aussi le peuplement animal) est donc amenée à disparaître puisqu'elle est inféodée à ce type de milieu et qu'il n'existe pas, dans ces îles, d'autres gîtes susceptibles de l'héberger.

REMERCIEMENTS : Ce travail a été effectué dans le cadre des Missions Muséum-Antilles et nous tenons à remercier ici, pour le concours qu'ils nous ont souvent apporté, tous ceux en compagnie desquels se sont effectués nos séjours sur le terrain : R. BAUDOUIN, J. BOUDINOT, R. CLEVA, M.-M. COÛTEAUX, A. COUTÉ, C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, N. GOURBAULT, C. JUBERTHIE, L. MATILE, J.-P. MAURIÈS, J.-J. MENIER, J. RENAUD-MORNANT, C. SASTRE et J.-M. THIBAUD. Nous remercions aussi bien vivement Mr. le Professeur F. DOUMENGE, pour l'aide précieuse qu'il

nous a apportée à la Martinique, ainsi que les chercheurs et techniciens de l'Université Antilles-Guyane (U.E.R. Sciences, Pointe-à-Pitre) et de l'I.N.R.A. (Domaine Duclos, Guadeloupe) pour les facilités qu'ils nous ont accordées lors de nos séjours. Enfin, nous tenons à exprimer notre profonde reconnaissance à nos amis antillais et particulièrement à M^{me} J. MAROT qui, avec beaucoup de sollicitude, s'est occupée sur place d'une grande partie de l'organisation matérielle de ces missions.

BIBLIOGRAPHIE

- BOURRELLY, P. & MANGUIN, E., 1952. — *Algues d'eau douce de la Guadeloupe et Dépendances*, 282 p., 30 pl., Paris.
- DUSS, Père A., 1896. — Flore phanérogamique des Antilles françaises. *Ann. Mus. Col. Marseille*, 686 p. + xxviii, Mâcon.
- FOURNET, J., 1978. — *Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de Martinique*, 1654 p., INRA, Paris.
- FOURNET, J., 1981. — La flore de la Guadeloupe et en particulier la flore aquatique. In GOLVAN J. & al., *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, ser. nov., Zool., 119 : 38-49.
- HOWARD, R. A., 1979. — *Flora of the Lesser Antilles*. Vol. 3, *Monocotyledoneæ*, 586 p., 122 pl., Harvard.
- JÉRÉMIE, J. & RAYNAL-ROQUES, A., 1978. — Observations sur la végétation aquatique aux Petites Antilles : variations saisonnières d'une mare à *Ruppia* et *Najas* à la Guadeloupe. *Adansonia*, ser. 2, 18 (2) : 279-290.
- LASSERRE, G., 1961. — *La Guadeloupe*, Thèse doct. État, 1135 p., 86 pl., Bordeaux.
- PINCHON, Père R., 1971. — *D'autres aspects de la nature aux Antilles*, 221 p., 68 pl., Fort-de-France.
- POINTIER, J.-P. & al., 1977. — Principaux facteurs régissant la densité des populations de *Biomphalaria glabrata* (Say, 1818), Mollusque vecteur de la Schistosomose en Guadeloupe (Antilles françaises). *Ann. Parasitol. hum. comp.* 52 (3) : 277-323.
- POINTIER, J.-P. & al., 1981. — Étude des principaux facteurs écologiques qui régissent la vie du mollusque vecteur de la schistosomose en Guadeloupe, *B. glabrata*. In GOLVAN J. & al., *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, ser. nov., Zool., 119 : 88-140.
- QUESTEL, A., 1951. — *La flore de la Guadeloupe (Antilles françaises)*, 327 p., Paris.
- STEHLÉ, H., 1935. — Essai d'écologie et de géographie botanique. *Flore Guadeloupe et Dépendances* 1, 284 p. + xiv, Basse-Terre.
- STEHLÉ, H., 1937. — Esquisse des associations végétales de la Martinique. *Bull. Agr. Mart.* 6 (3-4) : 194-264.
- STEHLÉ, H., 1937. — Les associations végétales de la Guadeloupe et leur intérêt dans la valorisation rationnelle. *Rev. Bot. Appl. et d'Agr. trop.* 186 : 98-109 et 188-195.
- STEHLÉ, H., 1980. — Modifications écologiques récentes dans la végétation des Antilles françaises et leurs causes essentielles (42^e contribution). *Bull. Soc. bot. Fr.* 127 (3) : 275-287.
- THÉVENEAU, A., 1965. — Le climat de la Guadeloupe. *Monographies de la Météorologie Nationale*, n° 50, 105 p., Paris.
- VANDEN BERGHEN, C., 1973. — *Initiation à l'étude de la végétation*, ed. 2, Les Naturalistes Belges, 236 p., 95 fig., Bruxelles.